Beiträge zur Kenntnis der Capparidaceae

von

Dr. Ferd. Pax.

(Mit Tafel II und 2 Holzschnitten.)

Vorliegende Abhandlung wurde durch meine Bearbeitung der *Capparidaceae* für ENGLER-PRANTL's »Natürliche Pflanzenfamilien« veranlasst. Bei einer Revision der einzelnen Gruppen ergaben sich mancherlei neue Thatsachen, zum Teil auch solche Resultate, die einer ausführlicheren Begründung bedürfen, als ich sie in den »Natürlichen Pflanzenfamilien« zu geben in der Lage sein werde. Aus diesem Grunde veröffentliche ich auf nachfolgenden Blättern die neuen Ergebnisse meiner monographischen Studien über die genannte Familie und bringe dieselben unter drei von einander ziemlich unabhängigen Abschnitten unter. Dieselben handeln:

1) über das neue *Capparidaceen*-Genus *Stübelia* aus Columbien,

2) über die Beteiligung der Axe an der Blütenbildung und

3) über das Andröceum der *Capparidaceae*.

Das Material für meine Untersuchungen lieferten mir nur zum kleinsten Teil die Blüten einiger im botanischen Garten zu Breslau kultivirter *Cleomoideae*; zum größten Teil entnahm ich es den Privatherbarien der Herren Prof. ENGLER und Prof. HIERONYMUS zu Breslau; letzterem Herrn verdanke ich auch die neu beschriebene Gattung *Stübelia*. Schließlich gewährte mir auch noch Untersuchungsmaterial das Herbarium der Schlesischen Gesellschaft für vaterländische Kultur und das Herbarium des Kgl. botan. Gartens zu Breslau. Da es sich nicht um eine auf die einzelnen Arten eingehende Monographie handelt, konnte ich mich damit begnügen, Vertreter der meisten Gattungen untersucht zu haben.

1. Eine neue Capparidaceen-Gattung aus Columbien.

Stübelia, Nov. gen. *Capparidacearum* e tribu *Capparidearum*.

Calyx follicularis, irregulariter ruptus, apice subbilobus. Petala 4, aequalia, toro inserta. Discus hemisphaericus androphorum sat breve ferens. Stamina ad 16, exteriora 10, interiora 6, conduplicatione colla-

terali e primordiis 4 orta, ad apicem androphori inserta, aequalia; filamentis filiformibus, liberis, antheris lineari-oblongis, dorso basi affixis, post anthesin tortis. Gynophorum elongatum. Ovarium 1-loculare, anguste oblongum, placentis 2, vix prominentibus, ovulis numerosis, campylotropis, biseriatis; stigmate sessili, subbilobo. Fructus —.

Frutices (vel arbores?) inermes, ramulis et inflorescentia stellatim pubescentibus. Folia alterna, estipulata, simplicia. Flores majusculi (speciosi), racemosi, racemis terminalibus.

St. nitida, nov. spec.

Folia coriacea, ovata, acuminata, juniora utrinque pubescentia, supra mox glaberrima, nitida, subtus opaca, et adulta pubescentia, nervis prominulis. Petiolus brevis. Racemi pilis stellatis densissime vestiti, pauciflori. Flores majusculi, breviter pedicellati; sepalis densissime pilis stellatis vestitis; petalis fere rhombeis. Stamina petalis breviora, glaberrima, ovarium glaberrimum superantia, erecta. Gynophorum strictum, erectum.

Petiolus 0,75—1 cm longus; lamina 8—11 cm longa, 4—5 cm lata. Petala 4—5 cm longa, 3 cm lata. Stamina 4 cm longa. Gynophorum 2—5 cm longum, ovarium 1 cm longum. — Cfr. t. II, fig. 1—11.

Habitat in Columbia, Sabana larga cerca de Cartagena (?), 2.3.68. leg. *Stübel*.

Aus der vorstehenden Diagnose der Gattung geht soviel hervor, dass *Stübelia* ihre nächsten Verwandten unter den beerenfrüchtigen *Capparidaceae* besitzt; denn wenn die Früchte von *Stübelia* bisher auch noch nicht beobachtet wurden, so spricht doch der Habitus, die Bekleidung mit Sternhaaren, die einfachen Blätter, vor Allem aber die innige Vereinigung der Kelchblätter und die spätere Dehiscenz des Kelches für einen engen Anschluss der neuen Gattung an die beerenfrüchtigen *Capparidaceae*, die wir als Unterfamilie der *Capparidoideae* bezeichnen; es existiren aber anderseits gar keine Analogien zu den schoten- resp. kapselfrüchtigen Gattungen, die von den Autoren jenen gegenübergestellt werden und als *Cleomoideae* bezeichnet sein mögen. Ebenso ist es völlig unwahrscheinlich, dass die Gattung *Stübelia* irgend welche nähere Verwandtschaft mit den *Roydsioideae* besitzt, wenngleich diese Frage endgiltig nur durch die Untersuchung der Samen von *Stübelia* gelöst werden könnte. *Emblingia* endlich, die in unserem Sinne als Vertreter der nur in Australien vorkommenden, monotypischen Unterfamilie der *Emblingioideae* gilt, kommt ebenfalls hier nicht in Betracht; die eigentümliche Vereinigung der Blumenblätter zu einem fast spornartigen Gebilde weist der Gattung *Emblingia* eben eine ganz isolirte Stellung innerhalb der Familie an und rechtfertigt die Aufstellung einer besonderen Unterfamilie für dieselbe.

Wenn die Bestimmung der Unterfamilie, welcher die neue Gattung zugewiesen werden muss, durch Analogie erschlossen, wenn auch nicht

demonstrirt werden kann, so gelingt es doch ferner sehr leicht, aus einer Blüten-Analyse von *Stübelia* ihre genauere Stellung in der Unterfamilie der *Capparidoideae* zu bestimmen: sie wird ohne Zweifel dort zu suchen sein, wo sich der eigentümliche Bau des Kelches von *Stübelia* wiederfindet, wo die innige Vereinigung der Kelchblätter zu einem kegelförmigen, völlig geschlossenen Gebilde, das zur Blütezeit unregelmäßig bis zum Grunde zerreißt, auftritt.

Die *Capparidoideae* besitzen in der Mehrzahl der Gattungen völlig freie Kelchblätter, nur in zwei Verwandtschaftskreisen kommt eine Verwachsung derselben vor, zunächst bei den Gattungen *Streblocarpus*, *Niebuhria*, *Maerua* und *Thylachium*. Hier findet sich eine meist cylindrische Kelchröhre, auf deren Saum die vier unter einander freien Kelchblattabschnitte stehen. Die Insertion der Krone, sofern sie hier auftritt, ist perigyn, eine Thatsache, die es neben andern Erscheinungen wahrscheinlich macht, dass diese Röhre nicht von den Kelchblattbasen gebildet wird, sondern dass an der Entstehung derselben sich die Axe beteiligt. In allen Fällen ist aber die Röhre gegen den Kelchsaum deutlich abgegliedert, mögen die Kelchabschnitte einzeln oder unter einander am Grunde zusammenhängend abfallen, oder noch vor ihrer Entfaltung als einheitlicher Deckel abgeworfen werden. Dieses übereinstimmende Verhalten im Blütenbau, sowie die scharf umgrenzte geographische Verbreitung der genannten Gattungen, für welche das Verbreitungscentrum im tropischen Afrika liegt, südwärts bis zum Kap reicht, ostwärts durch Arabien bis Centralindien und dem tropischen Westhimalaya geht, rechtfertigt für die oben angeführten Genera die Aufstellung einer besonderen Tribus der *Maerueae* innerhalb der Unterfamilie der *Capparidoideae*.

Man kann sich leicht davon überzeugen, wenn man die Gattungsdiagnose von *Stübelia* mit den oben angedeuteten charakteristischen Merkmalen der *Maerueae* vergleicht, dass jene Gattung keine solche Übereinstimmung mit den *Maerueae* aufweist, um mit ihnen vereinigt zu werden; es fragt sich demnach, ob bei den nach Ausscheidung der *Maerueae* übrig bleibenden Gattungen der *Capparidoideae* ohne deutlich ausgegliederte und abgegliederte Kelchröhre, die als Tribus der *Capparideae* bezeichnet werden mögen, ein engerer Anschluss sich vorfindet. Dass dies der Fall ist, wird aus Folgendem bald hervorgehen.

Die Tribus der *Capparideae* enthält in unserer Umgrenzung 13 Gattungen, die sich auf fünf Verwandtschaftskreise verteilen:

1) *Crataeva*, *Euadenia*, *Ritschiea* und *Cladostemon* mit 3—5 teiligen Blättern, niemals fehlenden Blumenblättern und kräftigem Discus. Mit Ausnahme einzelner Arten von *Crataeva* nur auf Afrika beschränkt.

2) *Cadaba* mit einfachen Blättern, hermaphroditen Blüten, fehlenden oder vorhandenen Blumenblättern und einem röhrchenförmigen Anhang am Discus. — Tropisches Afrika bis Ostindien.

3) *Boscia*, *Buchholzia*, *Courbonia*, ausgezeichnet durch kleine, apetale, hermaphrodite Blüten und einfache Blätter. — Im tropischen Afrika.

4) *Apophyllum* mit diöcischen Blüten und nur einer oder zwei Samenanlagen im einfächrigen Fruchtknoten. — Australien.

5) *Atamisquea, Capparis, Steriphoma, Morisonia* mit einfachen Blättern, hermaphroditen, mit Blumenblättern versehenen Blüten, mit Discusschuppen, aber ohne Discusröhrchen. — Vorzugsweise im tropischen Amerika, nur *Capparis* auch altweltlich.

Die unter Nr. 1 bis 4 genannten Gattungen besitzen immer völlig freie Kelchblätter, dagegen kommen unter den unter Nr. 5 genannten Genera auch solche vor, welche Kelchformen besitzen, ähnlich der oben von *Stübelia* beschriebenen Bildung. Es reiht sich daher *Stübelia* als neue Gattung dem oben als Nr. 5 bezeichneten Verwandtschaftskreise an; gegen den Anschluss an einen andern Verwandtschaftskreis spricht übrigens nicht nur die geographische Verbreitung von *Stübelia*, resp. der unter Nr. 1—4 genannten Gattungen, sondern auch die diese Verwandtschaftskreise auszeichnenden Merkmale.

Atamisquea besitzt noch völlig freie, in 2 decussirten Paaren stehende Kelchblätter von sehr ungleicher Größe; die Zahl der fertilen Staubblätter, welche das Diagramm *E* (im Holzschnitt Fig. 2) bilden, beträgt 6; zudem sind 4 Placenten und auf der Rückseite der Blüte 3 zu einem rinnenförmigen Gebilde zusammenneigende Discusschuppen vorhanden, so dass an eine generische Vereinigung von *Stübelia* und *Atamisquea* gar nicht gedacht werden kann.

Etwas näher kommt schon *Capparis* durch die zahlreichen Staubblätter; doch weicht die Mehrzahl der Arten schon durch mehr als 2 Fruchtblätter von *Stübelia* ab; auch besitzen die weitaus meisten Arten völlig freie Kelchblätter, viele von ihnen deutlich ausgegliederte, episepale Discusschuppen. Näher in Betracht kommen eigentlich nur 2 Sectionen der Gattung *Capparis*, nämlich *Calyptrocalyx* und *Busbeckia*.

Auf die sehr eigentümliche *Capparis nectaria* Vell. gründete Eichler[1]) seine Section *Calyptrocalyx*, welche mit *Stübelia* darin übereinstimmt, dass der Kelch bis zur Blütezeit völlig geschlossen und erst mit der Entfaltung der Blüte sich öffnet. Eine genauere Untersuchung lehrt aber, dass sehr wesentliche Unterschiede vorliegen; zunächst sind bei *Capparis* Sect. *Calyptrocalyx* 4 episepale, freie Discusschuppen vorhanden, welche bei *Stübelia* fehlen, und dann sind bei *Calyptrocalyx* nur die zwei äußeren Kelchblätter zu einer kapuzenförmigen Hülle verwachsen, die zwei innern dagegen frei, in ihrer Gestalt übrigens den äußeren gleichend, während bei *Stübelia* alle vier Kelchblätter zu einer sackartigen Hülle verwachsen sind. Die 7 Arten endlich, welche unter die (von

1) Flora brasil., XIII, 1. p. 278.

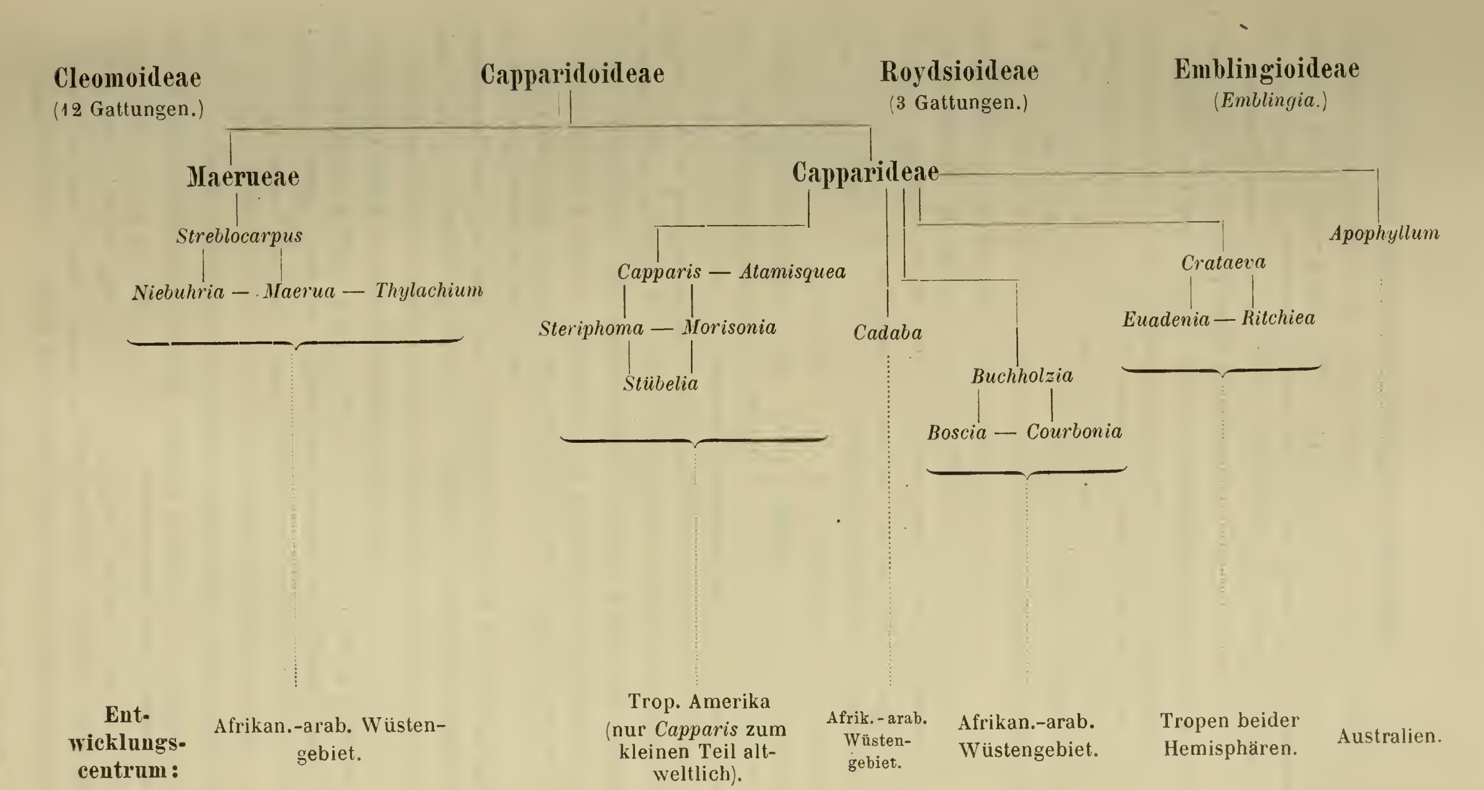
Endlicher als eigene Gattung betrachtete) Section *Busbeckia* zusammengefasst werden, besitzen zwar keine Discusschuppen, stimmen aber sonst mit *Calyptrocalyx* völlig überein; es sind also ebenfalls nur die 2 äußeren Kelchblätter in der Knospe vereinigt; ein unbedeutender Unterschied gegen *Calyptrocalyx* beruht noch darauf, dass die 2 inneren Kelchblätter von mehr petaloider Gestalt ausgegliedert werden, als dies bei *Calyptrocalyx* der Fall ist. Selbst die genannten 2 Sectionen gestatten demnach nicht, wie man leicht sieht, eine generische Vereinigung von *Stübelia* mit *Capparis*; dazu kommt aber noch, dass das Öffnen des Kelches zur Blütezeit bei *Capparis* durch regelmäßiges Auseinanderweichen der 2 Sepalen erfolgt, bei *Stübelia* durch ein unregelmäßiges Zerreißen.

Auch die beiden zum Vergleich noch übrig bleibenden Genera *Morisonia* und *Steriphoma* besitzen im Gegensatz zu *Stübelia* zungenförmige Discusschuppen, die über den Kelchblättern stehen und ihnen mehr oder weniger hoch angewachsen sind.

Die Gestalt des Kelches, der bei *Steriphoma* ähnlich wie bei *Stübelia* unregelmäßig in 2 Lappen aufspringt, ist zur Blütezeit cylindrisch glockenförmig, also schon in der äußern Form von dem Kelch von *Stübelia* verschieden, der überdies bis nahe zum Grunde zerreißt und keine längere Röhre, wie sie bei *Steriphoma* meist vorkommt, aufzuweisen hat. Weitere Unterschiede gegen *Stübelia* gewähren alsdann noch die ungleiche Ausbildung der viel kleineren Blumenblätter von *Steriphoma*, das kurze Androphor, die die Blumenblätter weit überragenden Geschlechtsorgane, die geringere Zahl der Staubblätter (6), die bis zur Mitte des Fruchtknotenfaches vorspringenden und hier zusammenstoßenden Placenten (vergl. hierzu die auf Taf. II gegebenen Analysen von *Stübelia*); endlich auch von habituellen Merkmalen die lang gestielten Blätter und kleineren Blüten — alles Merkmale, die für *Steriphoma* charakteristisch sind und eine leichte Abgrenzung derselben von *Stübelia* bewirken lassen.

Morisonia stimmt mit *Stübelia* darin überein, dass die Staubblätter in größerer Zahl vorhanden sind und die Blütenhülle an Länge nicht übertreffen, sowie in der eigentümlichen Dehiscenz des (in 2—4 Lappen aufreissenden) Kelches. Unterscheidende Merkmale gewähren aber, abgesehen von den schon oben erwähnten Discusschuppen, die glockenförmige Gestalt des Kelches und die 4 bis zur Mitte vorspringenden und den Fruchtknoten dadurch in 4 Fächer teilenden Placenten.

Aus dem Vorangehenden ergiebt sich, dass *Stübelia* sehr wohl als eigene Gattung betrachtet werden darf und im System ihren Platz zwischen *Morisonia* und *Steriphoma* finden muss. Dies erläutert folgende schematische Übersicht der Gattungen der *Capparidoideae*, die in den Hauptzügen die phylogenetische Entwicklung derselben wiedergiebt.



Übersicht der Gattungen der Capparidoideae.

Da bei mehreren Gattungen der *Capparidaceae* (*Roydsia*, *Forchhammeria*, *Maerua* und *Cadaba* [1]) eine für die Dicotyledonen abweichende, anormale Zweigstruktur (»durch erneuerte Zuwachsringe«) beobachtet worden ist, lag es nahe, die neue Gattung auch auf ihre anatomischen Eigentümlichkeiten hin zu prüfen. Eine derartige Untersuchung hat aber gelehrt, dass der anatomische Aufbau des Stengels von *Stübelia* von dem normalen Typus der Dicotyledonen nicht abweicht. Das Xylem ist normal gebaut, das Mark, besonders in seinem centralen Teil verdickt und die Zellwände mit Tüpfeln versehen. Die Epidermis erscheint sehr stark cuticularisirt, das Rindenparenchym relativ schwach entwickelt; zwischen dieses und den Weichbast schiebt sich ein »gemischter« Sklerenchymring ein, indem die zwischen den einzelnen Bastbündeln liegenden Parenchymzellen sklerotisch werden; auch an der Außenseite der Bastbündel finden sich einzelne solcher Steinzellen.

Die dichte, filzartige Bekleidung der jüngeren Triebe, sowie der Inflorescenz, die sich auch auf den jüngeren Blättern wiederfindet, wird von Sternhaaren gebildet, die aus einem kurzen Stiel und meist 8 Strahlen bestehen. Die an der Inflorescenz sitzenden Sternhaare (Taf. II Fig. 10) besitzen mehr aufrechte, oft gebogene oder gewundene Strahlen, während dieselben an den Sternhaaren der Blätter starr und mehr horizontal liegend erscheinen (Fig. 9). An jugendlichen Blättern finden sich die Sternhaare beiderseits, verschwinden aber bald von der Oberseite, welche dunkel und glänzend grün wird, viel später und niemals vollständig von der Unterseite derselben. Das Blatt selbst ist bilateral gebaut, besitzt eine sehr stark cuticularisirte Epidermis, ein einschichtiges Pallisadenparenchym und Schwammgewebe. Die Epidermiszellen führen reichlich Inhalt, der sich bei Behandlung mit Chlorzinkjod bräunt und von Alkohol nicht oder nur sehr wenig gelöst wird.

Weit mehr Interesse gewährt die Gattung *Stübelia* in morphologischer Beziehung, weil sie einen neuen Typus im Bau des Andröceums gewährt, der sich dann, wie noch gezeigt werden soll, auch bei *Maerua* und *Niebuhria* mit einigen Modificationen wiederfindet. Diese Thatsachen sollen im Zusammenhang mit einigen andern Resultaten, welche sich mir bei der Bearbeitung der *Capparidaceae* für die »Natürlichen Pflanzenfamilien« ergaben, im Folgenden mitgeteilt werden.

Durch die gründlichen Arbeiten Eichler's [2]) über die Blütenmorphologie der *Capparidaceae* ist der Bau der Blüte bei den Gliedern dieser Familie nicht nur erst genauer bekannt geworden, sondern zugleich so erschöpfend behandelt worden, dass nur wenige Fragen seitdem zu beantworten übrig

1) De Bary, Vergleichende Anatomie p. 606; Radlkofer, in Sitzber. d. K. bayr. Akad. d. Wiss. Bd. XIV. p. 90.

2) Referirt in Blütendiagramme II. p. 206.

bleiben. Diese Fragen lassen sich im Allgemeinen auf 2 Gesichtspunkte zurückführen:

1) In wie weit beteiligt sich die Axe an dem Aufbau der Blüte bei den *Capparidaceae*?

2) Schließen sich die *Capparidoideae* in dem Bau ihres Andröceums an die *Cleomoideae* an?

Erstere Frage wurde von Eichler überhaupt nicht näher erörtert; in Bezug auf die zweite muss bemerkt werden, dass der Bau des Andröceums von Eichler (mit Ausnahme der von ihm untersuchten Gattung *Steriphoma*) nur an Arten studirt wurde, welche den Gattungen der *Cleomoideae* angehören. Um diese Lücke auszufüllen, richtete ich meine Untersuchungen auf eine Anzahl Arten der *Capparidoideae*; dabei hat sich als Gesamtresultat die Thatsache ergeben, dass das Andröceum der zu ihnen gehörigen Gattungen im Wesentlichen demselben Grundplan folgt, wie bei den *Cleomoideae*, im Einzelnen aber neben bekannten Formen einige weitere Typen zur Anschauung bringt, die sich bei den *Cleomoideae* nirgends wiederfinden.

Im Folgenden soll zunächst

2. die Beteiligung der Axe an der Blüte der Capparidaceae

eine nähere Besprechung erfahren.

Typus I. Am einfachsten liegen die Verhältnisse bei *Polanisia graveolens* Raf., einzelnen *Physostemon*- und *Cleome*-Arten. Ein Durchschnitt durch die Blüte zeigt (*A* im Holzschnitt Fig. 1), dass die Axe mit Ausnahme eines ringförmigen, auf der hintern Seite in der Blüte etwas kräftiger entwickelten Discus (*d*) keine weiteren Ausgliederungen mehr erfährt. Die Insertion der Blumenblätter, welche durch den Schnitt nicht getroffen wurden, sowie die der Staubblätter (*s*), ist demnach, wie auch in den folgenden Beispielen hypogyn; der Discus liegt in Bezug auf das Andröceum exstrastaminal.

Die exstrastaminale Lage des Discus ist für die *Capparidaceae* durchaus constant, der Grad seiner Ausbildung aber sehr wechselnd; es giebt, wie wir noch sehen werden, auch Fälle, in denen ein Discus überhaupt nicht mehr ausgegliedert wird. Dies tritt insbesondere dann ein, wenn anderweitige Axeneffigurationen zur Entwicklung gelangen.

Unter solchen Axeneffigurationen nimmt mit Rücksicht auf die Häufigkeit ihres Vorkommens eine Streckung der Axe zwischen Andröceum und Gynöceum zu einem stielförmigen Gebilde die erste Stelle ein; sie ist so häufig, dass sie als ein für die Familie charakteristisches Merkmal bezeichnet und mit einem besonderen Namen »Gynophor« belegt worden ist (*g*). Freilich muss dabei daran erinnert werden, dass nicht nur bei einzelnen Arten der schon genannten Gattungen *Polanisia*, *Physostemon* und *Cleome* das Gynophor vollständig fehlt, sondern auch bei *Cristatella*

nicht ausgegliedert ist. Bei den übrigen Gattungen wird ein Gynophor beobachtet, bisweilen eine Länge von einem halben Meter erreichend. Auch die Mehrzahl der Arten der Gattung *Cleome* besitzt ein Gynophor (*g*), so auch *Cl. siculifera* Eichl., bei welcher außer dem Gynophor noch ein median symmetrischer, auf der Hinterseite der Blüte geförderter Discus zur Entwicklung gelangt (*B* im Holzschnitt Fig. 1). Ganz ebenso verhält sich auch *Apophyllum* und *Capparis spinosa* L., nur mit dem Unterschiede, dass der in Fig. *B* kräftig auftretende Discus (*d*) bei *Apophyllum* sehr reducirt wird und bei *Capparis spinosa* L. nur noch als eine schuppenartige Drüse, die im Diagramm auf die Rückseite der Blüte fällt, auftritt[1]).

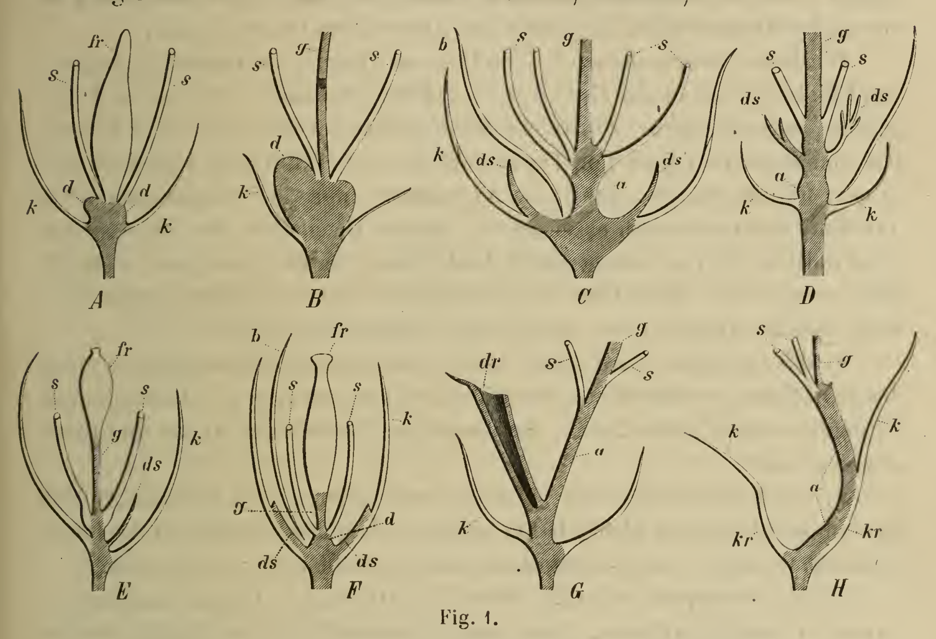


Fig. 1.

Halbschematische Längsschnitte durch Blüten von *Capparidaceae*.

A. Polanisia graveolens Raf. — *B. Cleome siculifera* Eichl. — *C. Capparis lineata* Juss. — *D. Cleome integrifolia* Torr. et Gr. — *E. Atamisquea emarginata* Miers. — *F. Steriphoma paradoxum* (Jacq.) Endl. (aus der Knospe). — *G. Cadaba capparoides* DC. — *H. Chiliocalyx tenuifolius* Klotzsch. — Es bedeutet: k Kelchblatt, b Blumenblatt, s Staubblatt, fr Fruchtknoten, d Discus, dr Discusröhre, ds Discusschuppe; a Androphor, g Gynophor. (Orig., nur *H* mit Benutzung von Peters, Reise nach Mosambique. Bot. t. 28).

---

1) Daher ist das von Baillon entworfene und von Eichler (Blütendiagr. II. p. 209) reproducirte Diagramm um 180° gedreht zu denken. Da jedoch, wie Radlkofer (Sitzber. d. Kgl. bayr. Akad. d. Wiss., mathem.-physik. Kl. XIV (1884) p. 112 u. f.) zeigte, durch Aufwärtskrümmung und Drehung der Blütenteile die Blüte von *Capparis* selbst schließlich um 180° gedreht wird, besitzt dieselbe (nach geschehener Drehung) in der That die in dem genannten Diagramm gegebene Orientirung. In diesem Sinne ist also das von Eichler wiedergegebene Diagramm aufzufassen, dass es nicht die ursprüngliche Lage der Blütenteile zur Anschauung bringt, sondern erst die durch die Drehung modificirte Orientirung.

Eine dritte Art Axeneffigurationen in der Blüte der *Capparidaceae* begegnet uns als Androphor (in den Fig. als *a* bezeichnet), d. h. eine stielförmige Axenstreckung, durch welche das Andröceum mehr oder weniger hoch emporgehoben wird. Von geringer Längenausdehnung tritt es bei *Stübelia* neben einem etwas längerem Gynophor und einem halbkugligen Discus auf (Taf. II Fig. 2, 4); in seiner typischen Form aber erscheint es an der in unseren botanischen Gärten ganz allgemein kultivirten *Gynandropsis pentaphylla* (L.) DC., bei der das Androphor mehrere Centimeter Länge erreicht, das Gynophor wesentlich kürzer, wenn auch makroskopisch sehr deutlich wahrnehmbar erscheint, und der Discus auf eine schwache Anschwellung der Basis des Androphors reducirt wird.

Die bisher besprochenen 3 Grundformen (Discus, Androphor, Gynophor) von Effigurationen in der *Capparidaceen*-Blüte sind ohne Weiteres als Axengebilde anzusprechen. Zahlreiche Mittelformen, welche von dem Blütenbau von *Polanisia* (*A*) zu dem Typus von *Stübelia* (Taf. II Fig. 4) und *Gynandropsis* hinüberführen, lassen die Axennatur jener drei Effigurationen als durchaus wahrscheinlich erscheinen; für den Discus gilt dies wohl selbstverständlich, da von rudimentärer Ausbildung von Blütenorganen nicht die Rede sein kann. In Betreff des Androphors und Gynophors könnte man noch anderer Ansicht sein; man könnte nämlich annehmen:

1) das Gynophor wird durch eine Axenstreckung emporgehoben, und die Staubfäden wachsen bis zur bestimmten Höhe der Axe an. Das Gynophor ist demnach rein axiler Natur, das Androphor besteht aus Axen- und Blattorganen; oder

2) die Axe beteiligt sich an der Ausgliederung des Androphors und Gynophors überhaupt nicht; beide bestehen demnach aus den in die Länge gestreckten Basen von Staubblättern und Fruchtblättern; oder endlich

3) das Androphor ist axiler Natur, das Gynophor besteht aus den gestreckten Fruchtblattbasen. Eine weitere, wesentlich abweichende Ansicht scheint mir nicht mehr möglich zu sein.

Die zweite Anschauung, offenbar an sich schon viel complicirter, als die erste und dritte, begegnet im Pflanzenreich überhaupt kaum irgendwo sicher begründeten Analogien; eine derartig hochgradige (congenitale) Vereinigung von Geschlechtsblättern, wie sie angenommen werden müsste, ist nach den Untersuchungen Pfitzer's nicht einmal für die Orchideenblüte mehr anzunehmen. Dann sprechen aber gegen die oben angedeuteten Anschauungen eine Reihe wichtiger Thatsachen, nämlich:

a) Äußerlich ist von einem Anwachsen der Staubblätter an die Axe, resp. die gestreckte Fruchtblattbasis nichts zu beobachten; man sieht weder den Staubfäden entsprechende Rippen noch herablaufende Ränder am Androphor; im Gegenteil sind die Staubfäden an der Insertionsstelle nicht selten etwas eingeschnürt, fast abgegliedert.

b) Man hat noch nicht beobachtet, dass in gelegentlichen, teratologischen

Vorkommnissen die »angewachsenen« Staubblätter sich loslösten; es müsste dies gelegentlich in verschiedener Höhe über den Blumenblättern erfolgen.

c) Der anatomische Bau des Androphors, der sogleich etwas näher skizzirt werden soll, giebt weder eine Stütze dafür ab, dass das Androphor aus verwachsenen Blattorganen besteht, noch dafür, dass eine Anwachsung der Staubblätter an ein axiles Gynophor stattgefunden hat; im Gegenteil spricht die in allen wesentlichen Punkten existirende Übereinstimmung im anatomischen Bau des Androphors (und Gynophors) mit dem histologischen Bau einer schwächeren Axe (des Blütenstiels) für die rein axile Natur des Androphors (und Gynophors).

d) Weder bei den *Cruciferen*, noch bei den *Resedaceen*, die in einem engen verwandtschaftlichen Verhältnis zu den *Capparidaceae* stehen, lassen sich analoge Fälle auffinden, welche eine congenitale Vereinigung von Staubblättern mit Axenteilen zeigten.

Die bisher geäußerten Bedenken lassen es demnach als höchst unwahrscheinlich, um nicht zu sagen unmöglich erscheinen, dass die Staubblätter am Gynophor resp. den gedehnten Fruchtblattbasen angewachsen seien; damit fallen aber die unter Nr. 1 und 2 oben ausgesprochenen Ansichten, und es bleibt nur noch übrig, die unter No. 3 erwähnte Anschauung zu besprechen, der zufolge das Androphor aus einer Axenstreckung hervorgeht, dagegen das Gynophor nur aus gedehnten Fruchtblattbasen entstanden ist. Auch diese Ansicht erscheint nicht recht annehmbar. Zwar spricht gegen dieselbe weniger die (in einzelnen Fällen fast einen halben Meter erreichende) Länge des Gynophors, als vielmehr der Umstand, dass der anatomische Bau des Gynophors mit der anatomischen Struktur des Androphors und beide mit dem anatomischen Bau einer schwächeren Axe übereinstimmen.

Der Bau des Androphors und Gynophors ist aber folgender. Unter der Epidermis liegt nur schwach entwickeltes Collenchym, darunter ein im Verhältnis zum Durchmesser des Querschnitts wenigschichtiges Rindenparenchym. Die Hauptmasse nimmt, auf dem Querschnitt gesehen, der nur durch schmale Markstrahlen unterbrochene Holzkörper samt dem centralen Mark ein; letzteres ist in seinen innersten Partien nicht selten sklerotisch, in den peripherischen Teilen dünnwandig. Auch der Bast ist verhältnismäßig schwach entwickelt, namentlich das Leptom, wohingegen die einzelnen Hartbastbündel zu einem nahezu völlig continuirlichen Sklerenchymring zusammenschließen, der, wie aus dem Obigen hervorgeht, eine ziemlich peripherische Lage besitzt.

Dieser Bau findet sich, wie bereits angedeutet wurde, sowohl im Androphor als Gynophor von *Gynandropsis*, im Gynophor von *Stübelia*, sowie von anderen untersuchten Gattungen in derselben Weise vor: er

stimmt, wie man unmittelbar sieht, mit der Struktur einer schwächeren, namentlich auf Biegungsfestigkeit hin gebauten Axe überein; und daher erklärt sich wohl der übereinstimmende Bau des Gynophors und Androphors mit dem des Blütenstiels.

Die bisher geführten Auseinandersetzungen haben die Unwahrscheinlichkeit der oben unter Nr. 1—3 angegebenen Anschauungen dargethan und somit den indirekten Beweis dafür geliefert, dass die Auffassung des Androphors und Gynophors als Effigurationen der Axe richtig ist, da es eine wesentlich neue Beurteilung jener Gebilde nicht mehr giebt. Direkt sprechen für die Richtigkeit der hier vertretenen Ansicht noch folgende Gesichtspunkte:

a) die Übergangsformen, welche *Polanisia* mit *Gynandropsis* verbinden,

b) die Analogien mit den *Resedaceae*, insbesondere mit der dieser Familie angehörigen Gattung *Caylusea*, bei welcher sich eine Andeutung eines Androphors findet; dieses ist übrigens hier sicherlich nichts anderes, als eine Streckung des den *Resedaceen* überhaupt eigentümlichen Discus. Auch bei den ebenfalls verwandten *Cruciferae* kommen Axeneffigurationen, allerdings nur in beschränktem Maße, vor;

c) der anatomische Bau des Androphors und Gynophors, sowie namentlich ihre Übereinstimmung unter einander und mit dem Blütenstiel.

Typus II. Typus I. charakterisirt sich in der Art, dass die Axeneffigurationen in dreifach verschiedenen Formen auftreten, als Discus von wulstartiger oder scheibenförmiger, oft halbkugliger Gestalt, als Androphor und Gynophor. Die phylogenetische Entwicklung dieser Effigurationen erfolgte, ihrem Vorkommen nach zu schließen, so, dass aus einem ursprünglichen Discus sich zunächst das Gynophor und erst später das Androphor ausgegliedert hat.

Wir schließen an diesen Typus an die bei *Roeperia* und *Cladostemon* beobachteten Vorkommnisse, also 2 Gattungen, von denen die erstere der Unterfamilie der *Cleomoideae*, die zweite der Tribus der *Capparideae* angehört. Beiden Gattungen ist gemeinsam, dass zunächst die Staubfäden am Grunde zu einem blattartigem Produkt verschmelzen, aus dem sich die einzelnen Filamente in ungleicher Höhe lösen. Bei *Roeperia* besteht dieses Verwachsungsprodukt aus 5 Staubblättern, den 2 transversalen und den 3 aus der Spaltung des median hinteren Staubblattes hervorgegangenen, während das vordere Staubblatt völlig abortirt ist. Dieses Verwachsungsprodukt wächst nun dem Gynophor bis zu beträchtlicher Höhe an und gewährt auf diese Weise ein Verhalten, wie es *Gynandropsis* zeigt; doch sind beide Gattungen, welche von Bentham-Hooker irrtümlicherweise vereinigt werden, nicht nur durch das Andröceum [1]) scharf getrennt, son-

---

1) *Gynandropsis* besitzt 6 freie, fertile Staubblätter in der den *Cruciferae* und auch vielen *Capparidaceae* eigenen Orientirung.

dern auch durch die morphologische Verschiedenheit des Androphors. *Gynandropsis* besitzt, wie oben näher erläutert wurde, ein typisches Androphor in unserem Sinne, d. h. eine stielförmige Axeneffiguration, wohingegen bei *Roeperia* das Auftreten des Androphors durch Anwachsen der Filamente an das Gynophor hervorgerufen wird. Man könnte diese Bildung auch als falsches Androphor bezeichnen. Ähnlich verhält sich auch *Cladostemon*. Auch hier sieht man, dass das Vorhandensein eines Androphors darauf beruht, dass das Staubblattbündel dem Gynophor anwächst, wie die am Gynophor herablaufenden Leisten erweisen; diese Vereinigung wird aber durch *Cladostemon* noch dadurch wahrscheinlicher gemacht, dass nur ein Teil der Staubblätter am »Gynophor« in die Höhe rückt. Es differenziren sich nämlich bei *Cladostemon* die Staubblätter in 2 Gruppen, die eine, aus unter sich vereinigten, sterilen Staubblättern bestehend, bleibt grundständig, die andere, aus functionirenden Staubblättern bestehend, rückt am Gynophor in die Höhe. Die Lage des fertilen Bündels bei *Cladostemon* ist eine andere als bei *Roeperia*, insofern dasselbe in der Blüte nach vorn fällt, während bei *Roeperia* die aus den verwachsenen Staubfäden bestehende Platte axensichtig ist, dagegen entspricht der Lage nach das sterile, grundständige Bündel von *Cladostemon* dem Verwachsungsprodukt der Staubblätter von *Roeperia*.

Die Verhältnisse bei *Cladostemon*, sowie die am Gynophor unterhalb der Insertion der Staubblätter herablaufenden Leisten bei beiden Gattungen sprechen dafür, dass es sich bei diesem Typus in der That um eine congenitale Vereinigung von Blatt und Axe handelt, wenn es auch bisher aus Mangel an histologischen Untersuchungen noch nicht gelungen ist, diese Verwachsung auf anatomischer Grundlage zu erweisen.

Das seltene Vorkommen solcher Verwachsungen innerhalb der Familie der *Capparidaceen* spricht, wie ich glaube, viel eher zu Gunsten der oben näher begründeten Ansicht von der Axennatur des Androphors in allen andern Fällen, als dass man *Roeperia* und *Cladostemon* vielleicht zum Ausgangspunkt der Betrachtung macht und mit Hilfe davon durch gekünstelte Fehlschlüsse das Androphor der *Capparidaceae* überhaupt für ein Verwachsungsprodukt anspricht. Die oben entwickelten Gründe können durch diese Betrachtungsweise meiner Meinung nach nichts an ihrer Stichhaltigkeit verlieren.

Typus III. Das Androphor ist bei diesem Typus mehr oder weniger reducirt, das Gynophor entwickelt; dagegen erfährt der regelmäßige, nicht oder nur wenig symmetrische Discus eine kräftige Ausgliederung: meist erscheint er von schüsselförmiger Gestalt oder flach becherförmig, wie bei *Boscia*, *Buchholzia* und *Courbonia*; er liegt hier extrastaminal, und da diese Gattungen apetal sind, ist seine Lage innerhalb des Kelches nicht näher zu fixiren. Seine definitive Gestalt erreicht er häufig erst nach vollendeter Anthese.

Schon in diesen Gattungen hat die kräftige Entwicklung des Discus und die damit zusammenhängende Verdickung des oberen Endes am Blütenstiel auf die mehr in die Breite gehende Form der Blüten einen Einfluss; in noch höherem Grade ist dies der Fall bei *Crataeva*. Hier liegt der Discus extrastaminal, aber innerhalb der Blumenblätter; auch findet sich bei dieser Gattung ein kurzes Androphor, das jenen drei Gattungen vollständig fehlte. Die eigentliche Gestalt des Discus von *Crataeva* kann nur auf Längsschnitten richtig erkannt werden; sie beruht darauf, dass der obere Rand des Discus sich nach innen einrollt, sich dem Androphor anlegt und so einen kreisförmigen, nur auf dem Längsschnitt wahrnehmbaren Kanal bildet, der nach außen durch eine sehr schmale kreisförmige, rings um die Basis des Androphors verlaufende Spalte communicirt.

Die amerikanischen *Capparis*-Arten [1]) gehören ebenfalls diesem Typus an, nur dass der flach schüsselförmige Discus am Rande in meist 4 Drüsen auswächst, welche episepale Stellung besitzen. Im Gegensatz zu *Crataeva* liegt der Discus hier zwischen Kelch und Krone (Fig. *C* im Holzschnitt Fig. 1) und dringt zwischen den Kelchblättern in einzelnen Fällen auch außerhalb der Blüte nach außen vor.

Typus IV. Hierher rechne ich *Atamisquea* (*E* im Holzschnitt Fig. 1) und einzelne Arten von *Cleome*, z. B. *Cleome integrifolia* Torr. et Gray (Fig. *D*). Charakterisirt wird dieser Typus durch die median-symmetrische Ausgliederung des in einzelnen Schuppen auftretenden Discus, durch das fehlende oder nur sehr kurze Androphor und das mäßig lange Gynophor. Die Discusschuppen liegen innerhalb (*Cleome*) oder außerhalb (*Atamisquea*) der Blumenblätter. Bei *Cleome* bilden sie noch annähernd einen (am Rande gefransten) Ring, wohingegen sie bei *Atamisquea* nur auf der Hinterseite der Blüte ausgegliedert werden und zwar hier in der Dreizahl: am Grunde wenig mit einander vereinigt, neigen sie so zusammen, dass sie eine Rinne bilden, deren Öffnung dem Gynophor zugewendet ist (*E* im Holzschnitt Fig. 2; natürlich ist dies rinnenförmige Gebilde in 2 Spalten durchbrochen.

Typus V. *Atamisquea* ist für das Verständnis dieses Typus wichtig. Denken wir uns nämlich die auf der Hinterseite des Gynophors stehenden 3 Schuppen nicht nur einseitig zusammenneigend, sondern zu einem rings geschlossenen Röhrchen vereinigt, dann erhalten wir den Bau von *Cristatella* und *Cadaba*. *Cristatella*, hinsichtlich der tief eingeschnittenen Blumenblätter das Analogon zu den *Cruciferen*-Gattungen *Schizopetalum* und *Dryopetalum*, besitzt weder ein Androphor noch ein Gynophor, mithin eine gewöhnliche hypogyne Insertion der Petalen und Staubblätter, aber median nach hinten wird ein cylinderförmiges, nach oben nur wenig verbreitertes

1) Bekanntlich ist bei den *Capparis*-Arten der alten Welt der Discus meist sehr reducirt.

Discusröhrchen ausgegliedert. Dasselbe ist der Fall bei *Cadaba* (*G* im Holzschnitt Fig. 1), nur mit der Modification, dass neben dem Discusröhrchen (*dr*) auch ein Androphor und Gynophor entwickelt wird. Auch entspringt das Discusröhrchen nicht direkt aus dem Blütenboden, im gewöhnlichen Sinne verstanden, sondern aus der Rückseite des Androphors nahe an dessen Basis. Ganz ähnlich wie bei *Atamisquea* die mittelste jener 3 oben erwähnten Discusschuppen am kräftigsten ausgebildet war, erfährt auch das Discusröhrchen von *Cadaba* in seinen median hinteren Teilen eine kräftigere Entwicklung und erscheint daher nach hinten zu in ein Anhängsel ausgezogen.

Die Axennatur der bei Typus IV auftretenden Discusschuppen und des davon abzuleitenden Discusröhrchens ergiebt sich wohl unmittelbar; sie als etwas anderes, als als Effigurationen der Axe anzusehen, verbietet neben ihrer äußeren Form insbesondere ihre diagrammatische Stellung in der Blüte.

Typus VI umfasst zunächst die auf das tropische Südamerika und Westindien beschränkte Gattung *Steriphoma* (*F* im Holzschnitt Fig. 1). Die 4 Kelchblätter sind hier zu einem röhrenförmigen Kelch vereinigt, welcher zur Blütezeit mit 2 in die Mediane fallenden Abschnitten mehr oder weniger unregelmäßig und nicht bis zum Grunde sich öffnet, so dass neben jenen 2 Abschnitten noch eine längere oder kürzere Röhre vorhanden ist. Die Insertion der Blumenblätter ist hypogyn. Die Staubblätter werden nur durch eine sehr unbedeutende Anschwellung des Discus (*d*) in die Höhe gehoben; das anfangs kurze Gynophor (*g*) verlängert sich gleichzeitig mit den 6 Staubfäden ganz beträchtlich und ragt zuletzt weit aus der Blüte heraus. Soweit würde sich die Axe nur in relativ untergeordnetem Maße an dem Aufbau der Blüte beteiligen, allein es werden ferner noch 4 Discusschuppen ausgegliedert; dieselben stehen zwischen den 4 Blumenblättern, also in episepaler Orientirung und sind den Kelchblättern bis zu ihrer Spitze angewachsen. Die bleibende Kelchröhre ist demnach hier nicht ausschließlich ein Verwachsungsprodukt der Basalteile der 4 Kelchblätter, sondern ist zum Teil, wenngleich nur zum kleinsten Teil, auch axiler Natur, insofern nämlich die 4 Discusschuppen sich an ihrem Aufbau beteiligen. Eine weitere Rolle darf der Axe an der Bildung der Kelchröhre hier nicht zugeschrieben werden; dieselbe etwa nach Art der Vorkommnisse bei den *Rosaceae* als axile Cupula zu deuten, geht schon wegen der hypogynen Insertion der Blumenblätter nicht an.

Vergleicht man den Blütenbau von *Steriphoma* mit den früher bereits charakterisirten Typen, so sieht man leicht, dass derselbe sich am meisten an den Bau der Blüten der *Capparis*-Arten des Typus III anschließt. In zwei wesentlichen Punkten besteht außer mancherlei Übereinstimmung in nebensächlichen Dingen (fehlendes oder nur kurzes Androphor, Vorhandensein eines Gynophors) völlige Analogie: 1) in der zwischen Kelch und

Krone fallenden Stellung der Discuszähne und 2) in dem Umstande, dass die episepalen Discuszähne schon bei manchen *Capparis*-Arten am Grunde oder auch bisweilen etwas höher mit den Kelchblättern verwachsen sind. Der Fortschritt von *Steriphoma* gegen jene amerikanischen *Capparis*-Arten beruht darauf, dass

1) die Kelchblätter in eine überaus innige (congenitale) Vereinigung mit einander treten und eine (cylindrische) Kelchröhre bilden, von der sich die Abschnitte kaum als Saum abheben, und

2) dass die ausgegliederten Discuszähne völlig den Kelchblättern anwachsen.

An *Steriphoma* scheint sich nach der von Bentham-Hooker[1]) und Grisebach[2]) gegebenen Beschreibung auch die Gattung *Morisonia* anzuschließen, was ich aus Mangel an Material durch eigene Untersuchungen nicht feststellen konnte. Auch hier reißt der Kelch zur Blütezeit unregelmäßig mit 2—4 Lappen auf; die Gestalt der Kelchröhre ist glockig. Ob die vorhandenen (episepalen) Discuszähne den Kelchblättern völlig angewachsen sind, wie bei *Steriphoma*, konnte ich aus den in der Litteratur vorhandenen Angaben nicht ersehen. Soviel ist indes sicher, dass *Morisonia* den Übergang von jenen amerikanischen *Capparis*-Arten zu *Steriphoma* bildet, jedoch nicht eine völlige Mittelstellung einzunehmen, sondern sich mehr an *Steriphoma* anzuschließen scheint.

Typus VII. Die Gattung *Steriphoma* erklärt zwei weitere Typen: an sie schließen sich nämlich zwei fernere Entwicklungsreihen an (natürlich von dem Standpunkt aus betrachtet, dass man die Ausgliederung von Axeneffigurationen als leitendes Prinzip annimmt), davon die eine mit einer einzigen, monotypischen Gattung auf Columbien beschränkt ist, während die andere dieses Genus in den Tropen der alten Welt vertritt. Für beide Entwicklungsreihen finden sich analoge Formen in der Gattung *Capparis* selbst.

An *Steriphoma* schließt sich nämlich erstlich die oben näher beschriebene Gattung *Stübelia* an. Der Anteil, den die Axe an der Blütenbildung dieser Gattung nimmt, geht unter Berücksichtigung der schon früher entwickelten Thatsachen aus den Fig. 2 und 4 auf Taf. II leicht hervor. Man sieht also, dass der Typus VII, der in *Stübelia nitida* Pax seinen Ausdruck findet, sich wohl an *Steriphoma* anschließt, wesentlich aber davon abweicht durch das gänzliche Fehlen der Discusschuppen. Andere Unterschiede, wie die äußere Form des zur Blütezeit unregelmäßig sich öffnenden Kelches, der bis zur Anthese kapuzenförmig geschlossen bleibt, das Auftreten eines kurzen Androphors und eines halbkugligen Discus, sind von weniger Bedeutung. Demnach besitzt die Kelchröhre von

1) Genera plantarum I. p. 107.

2) Flora of the Westindian Islands p. 19.

Stübelia rein phyllomatische Natur, ohne jede Beteiligung axiler Effigurationen; der Anteil, den die Axe an der Blüte hat, beschränkt sich auf die Ausgliederung eines Androphors, Gynophors und eines hemisphärischen Discus.

Es drängt sich hier von selbst die weitere Frage auf, zu entscheiden, ob der kapuzenförmige Kelch, der dem Typus VI und VII (Taf. II Fig. 1, 2) eigen ist, aus der Verwachsung von 4 oder nur von 2 Kelchblättern hervorgeht. Diese Frage ist durchaus nicht so überflüssiger Natur, als es den Anschein haben könnte. Berücksichtigen wir nämlich das in Holzschnitt Fig. 2 *E* dargestellte Diagramm von *Atamisquea*, dann wird uns klar, dass nur die beiden äußeren, medianen Kelchblätter eine Hülle bilden, während die inneren transversalen Sepalen auf kleine Blättchen reducirt wurden. Bei der brasilianischen *Capparis nectarea* Vell., auf die Eichler mit vollem Recht die Sect. *Calyptrocalyx* begründete, sowie bei den australischen *Capparis*-Arten, welche die Sect. *Busbeckia* Endl. (als Gattung) bilden, sind diese äußern beiden Kelchblätter bis zur Entfaltung der Blüte zu einer kapuzenförmigen Hülle völlig geschlossen, welche auch die beiden freien, transversalen Kelchblätter mit umhüllt; erst zur Blütezeit öffnet sich der Kelch, aber regelmäßig mit den 2 verwachsenen Sepalen. Diese Verhältnisse, sowie der Umstand, dass der Kelch von *Steriphoma*, *Stübelia* und *Morisonia* nicht selten mit weniger als 4 Klappen zerreißt, kann in der That die Frage veranlassen, ob nicht bloß 2 Kelchblätter an der Bildung des kapuzenförmigen Kelches dieser 3 Gattungen teilnehmen und die beiden innern, transversalen Sepalen völlig abortiren.

Zur Entscheidung dieser Frage weiß ich keine Ausschlag gebenden Thatsachen anzuführen: entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen liegen mir nicht vor, und so kann ich hier nur aus Wahrscheinlichkeitsgründen die Ansicht aussprechen, dass der Kelch auch hier von 4 Kelchblättern gebildet wird. Dafür spricht wohl vor Allem der Umstand, dass nirgends innerhalb der *Capparidaceae* (wohl auch der *Cruciferen*) die innern Sepalen völlig unterdrückt werden; auch das Vorkommen von 4 Discusschuppen bei *Steriphoma* und *Morisonia* scheint auf das Vorhandensein von 4 Kelchblättern hinzudeuten. Endlich tritt auch bei den *Maerueae*, auf die wir bald zurückkommen, eine innige Verwachsung der Kelchblätter auf, hier kann aber kein Zweifel darüber bestehen, dass wirklich 4 Kelchblätter vorhanden sind.

Zu der Gattung *Stübelia* finden sich analoge Formen auch in der Gattung *Capparis*, deren einzelne Arten (Sect. *Calyptrocalyx* Eichl. und *Busbeckia* Endl. [als Gattung]) ebenfalls einen bis zur Blütezeit kapuzenförmig geschlossenen Kelch aufweisen; derselbe besitzt aber, wie schon oben erläutert wurde, einen wesentlich andern morphologischen Bau, ganz abgesehen von seiner zur Anthese regelmäßigen Dehiscenz. In engeren Vergleich mit *Stübelia* tritt allerdings nur die Section *Busbeckia* wegen der ihr

fehlenden Discusschuppen, während Section *Calyptrocalyx* 4 episepale Discusschuppen besitzt und sich daher viel mehr dem Typus VI (*Steriphoma*) nähert.

Typus VIII. Die zweite Entwicklungsreihe, die sich an *Steriphoma* anschließt, umfasst die Gattungen *Streblocarpus*, *Niebuhria*, *Maerua* (und *Thylachium*), also den Verwandtschaftskreis, den ich als *Maerueae* bezeichne. Ein Längsschnitt durch die Blüte von *Niebuhria*, welche wie *Maerua* und *Thylachium* der Petalen entbehrt, zeigt einen glocken- bis trichterförmigen Kelch, der an seiner Basis ringsum stark verdickt ist; man sieht leicht, dass der auf dem Längsschnitt verdickt erscheinende Teil des Kelches der Kelchröhre entspricht. Dieselbe besitzt demnach etwa die zwei- bis dreifache Dicke der 4 freien Kelchabschnitte. Mitten aus dem glockenförmigen Kelch erhebt sich ein Androphor von der Länge der Kelchröhre, und jenseits der Insertion der Staubblätter setzt sich die Axe als Gynophor noch weiter fort.

Niebuhria leitet sich von *Steriphoma* in der Art ab, dass zunächst die Discusschuppen nicht als solche ausgegliedert werden, sondern wiederum zu einem ringsum geschlossenen Axenring sich vereinigen, ganz ähnlich, wie auch bei vielen der afrikanischen *Capparidaceae* (Typus III) ein kräftiger, ringförmiger Discus vorhanden ist. Um *Niebuhria* noch weiter in Einklang mit *Steriphoma* einerseits, und *Crataeva*, *Boscia*, *Courbonia* und *Buchholzia* anderseits zu bringen, ist weiter die übrigens sehr einfache Annahme zu machen, dass jenes ringförmige Axenstück noch weiter nach auswärts rückt, als es bei den Discusschuppen von *Steriphoma* und manchen *Capparis*-Arten der Fall ist. Unter dieser Voraussetzung sieht man sehr leicht ein, dass der Kelch dadurch in die Höhe gehoben werden muss, und die Insertion der Sepalen (ähnlich wie bei den *Rosaceae*) sich als perigyn erweist.

Dieser Annahme ist namentlich der Blütenbau von *Streblocarpus* günstig. Er stimmt in allen wesentlichen Punkten mit dem von *Niebuhria* überein, mit der Modifikation, dass der Schlund der Kelchröhre mit einem bei den meisten Arten allerdings unscheinbaren, gezähnelten Discus versehen ist. Innerhalb des Discus, allerdings hart an seinem Innenrande, entspringen die 4 Blumenblätter, also in perigyner Insertion. Dieser Umstand weist darauf hin, dass wir es hier in der That mit einer Axencupula (im Sinne Čelakovský's [1]) zu thun haben.

Maerua endlich unterscheidet sich von *Streblocarpus* nur dadurch, dass die Blüten apetal sind; dagegen erfährt der bei letzterer Gattung nur schwach angedeutete Discus eine kräftige Ausgliederung und erscheint als ein am Rande mannigfach geschlitzter Kranz am Schlunde der Kelchröhre,

1) Über die Cupula und den Cupularfruchtknoten. Österr. bot. Zeitschr. 1874, p. 358.

ähnlich den gefransten Ligularbildungen mancher *Amaryllidaceae* oder *Sileneae*.

Die Gattung *Thylachium*, welche ohne Zweifel unter den *Maerueae* ihren Platz finden muss, konnte ich selbst nicht untersuchen. Für die morphologische Deutung der Kelchröhre scheint sie keine wesentlich neuen Gesichtspunkte zu liefern, wenn nicht die eigentümliche Dehiscenz des Kelches (»operculatim dehiscens«) dafür spricht.

Somit ist für die als Tribus der *Maerueae* zusammengefassten Genera charakteristisch und ihnen gemeinsam die Ausgliederung eines Androphors und Gynophors, sowie das Auftreten einer Kelchröhre, die durch eine becherförmige Axeneffiguration gebildet wird. War somit der Kelch von *Steriphoma* (Typus VI) phyllomatischer Natur unter geringer Teilnahme der Axe an seiner Bildung, so erscheint die Kelchröhre der *Maerueae* als rein axiler Natur, während hingegen der Kelch von *Stübelia* (Typus VII) nur von den verwachsenen Sepalen gebildet wurde, ohne Teilnahme der Axe.

Dass *Niebuhria* und *Maerua* nur eine apetale Form von *Streblocarpus* vorstellen, liegt nach dem oben erörterten Bau dieser Gattungen auf der Hand; ferner ist so viel klar, dass gerade *Streblocarpus* die Blüten besitzt, welche als das Prototyp der *Maerueae* gelten können, und von denen sich die Blüten der übrigen Gattungen ohne Schwierigkeit ableiten. Wenn daher an *Streblocarpus* nachgewiesen werden kann, dass eine andere Auffassung der Kelchröhre als die aus dem morphologischen Vergleich gewonnene Ansicht nicht Stich hält, dann gilt diese Beweisführung natürlich auch für die ganze Gruppe, als deren Urtypus *Streblocarpus* betrachtet werden muss.

Es wird darauf ankommen, als was man die den oberen Rand der Kelchröhre krönenden Schuppen der *Maerueae*, welche zu einem continuirlichen Kranz zusammenschließen, auffasst; betrachtet man sie als Discusgebilde, also als Effigurationen der Axe, dann ist eine andere, als die oben entwickelte Ansicht nicht gut zulässig. Man könnte aber jene Schuppen auch als Ligulargebilde ansehen, und dann könnte die Kelchröhre als Verwachsungsprodukt der Sepalen betrachtet werden; in diesem Falle würden auch die Blumenblätter der Kelchröhre angewachsen sein.

Abgesehen davon, dass eine solche Annahme in dem Verwandtschaftskreis der *Rhoeadinae* keinerlei Analoga aufzuweisen hat, so ist ferner doch auch die Ligular-Natur jener Schlundschuppen noch gar nicht erwiesen und mehr als zweifelhaft. Sieht man in ihnen aber nichts anderes, als ligulare Excrescenzen, dann wäre man natürlich auch genöthigt, die Discusschuppen von *Capparis* und *Steriphoma* beispielsweise für Ligularschuppen zu halten; damit stößt man aber auf unaufklärbare Widersprüche; denn die Übergänge dieser Gebilde zu echten Discusschuppen sind überaus

zahlreich und, wie wohl aus unserer Darstellung schon hervorgeht, völlig überzeugend.

Ligularbildungen an Kelchblättern sind mindestens sehr selten, wenn sie überhaupt vorkommen, und innerhalb der *Rhoeadinae* findet sich nirgends ein Beispiel dafür. Jene an der Basis der Blumenblätter mancher *Cleome*-Arten [1]) vorkommenden Schuppen können ebenfalls nicht gut als Analogon herangezogen werden; denn Ligularschuppen, die den Blumenblättern eigen sind, kommen nach unserer Kenntnis wohl nicht gleichzeitig auch den Kelchblättern zu.

Typus IX liegt mir nach eigenen Untersuchungen nicht vor. Den in Holzschnitt Fig. 1 *H* halbschematisch dargestellten Längsschnitt von *Chiliocalyx* habe ich nach der Beschreibung und Abbildung von Klotzsch[2]) gezeichnet. Zu seiner näheren Deutung ist nichts hinzuzufügen, als dass die Kelchblätter unter einander nur wenig am Grunde vereinigt sind, also einen echt gamophyllen Kelch darstellen, an den das Androphor angewachsen ist. Ich führe diese Form, die noch einer weiteren Untersuchung dringend bedarf, nur der Vollständigkeit wegen hier an.

Aus dem Vorstehenden ergiebt sich folgende Übersicht über die Haupttypen der Axeneffigurationen in der Blüte der *Capparidaceae*:

1. Die Axeneffigurationen treten auf als Discus, Androphor und Gynophor.
2. Während ein Androphor relativ selten ausgegliedert wird, fehlt ein Gynophor nur bei wenigen Arten.
3. Androphor und Gynophor sind immer mehr oder weniger stielrund; dagegen tritt der Discus unter mancherlei Modificationen in die Erscheinung, immer aber extrastaminal und innerhalb der Kelchblätter, nur selten durch starkes Wachstum, zuletzt scheinbar extrafloral; und zwar
   a. als auf der Hinterseite der Blüte stehende, drüsenartige Schuppe innerhalb der Blumenblätter.
   b. als Wulst von median symmetrischer Form unter Förderung der hinteren Hälfte, an der Basis des An-

1) Die schon von Delile aufgefundenen, aber erst neuerdings von Franchet genauer studirten »squamulae flabelliformes«, welche den Nectarien mancher *Ranunculaceae* nicht unähnlich sehen, kommen bei 8 Arten der Gattung *Cleome* vor; auf diese gründete Franchet mit Recht die neue Section *Thylacophora*, die nur auf Arabien beschränkt ist. (Vergl. Franchet, Sur les *Cleome* à pétales appendiculés. Journal de Botanique. Nrs. des 1 et 15 mars 1887).

2) Peters, Reise nach Mosambique, Botanik t. 28.

drophors oder unterhalb des Fruchtknotens, innerhalb der Blumenblätter.

c. als schüsselförmiges, aktinomorphes Gebilde

α. in apetalen Blüten,

β. innerhalb der Blumenblätter und

γ. außerhalb der Blumenblätter in den mit doppelter Blütenhülle versehenen Blüten.

d. als 4 episepale Schuppen von zungenförmiger Gestalt,

e. in Gestalt von 3 auf der Hinterseite stehenden, zusammenneigenden Schuppen.

f. als auf der Hinterseite stehendes Discusröhrchen.

4. In jeder Blüte kommt nur eine Form von Discusbildung vor, entweder mit Androphor und Gynophor, oder mit einer dieser beiden Effigurationen.

5. Die Axeneffigurationen treten in Vereinigung mit Blattorganen auf, und zwar

a. das Androphor mit allen oder einzelnen Staubblättern,

b. das Androphor mit den Kelchblättern (*Chiliocalyx* ?),

c. die Discusschuppen mit unter sich vereinten Kelchblättern.

6. Der unter 5c angeführte Fall bietet ein Beispiel dafür, dass bei den *Capparidaceae* Kelche vorkommen, die z. T. axiler, z. T. phyllomatischer Natur sind; davon verschieden sind die echt gamophyllen Kelche von *Chiliocalyx* und *Stübelia*. (Vergl. auch *Capparis*, Sect. *Calyptrocalyx* und *Busbeckia*).

7. Die *Maerueae* besitzen eine axile Kelchröhre, demnach eine perigyne Insertion der Blumenblätter, im Gegensatz zu allen andern *Capparidaceae*.

8. Das Auftreten der Axeneffigurationen ist für die Einteilung der Familie in Gruppen von keiner großen Bedeutung, ja sogar innerhalb der Gattungen bisweilen schwankend.

3. Über den Bau des Andröceums der Capparidaceae.

Die hier zu besprechenden Resultate haben die nach Eichler's Untersuchungen übrig gebliebene Lücke ausgefüllt, indem sie zeigten, dass die *Capparidoideae* im Wesentlichen an die *Cleomoideae* sich anschließen, dass somit der Bauplan des Andröceums in der Familie ein einheitlicher ist. Die Zahl der Modificationen, die bereits durch Eichler genauer studirt worden waren, hat sich natürlich noch vermehrt; insbesondere zeigte sich, dass das Dédoublement nicht bloß ein collate-

rales, sondern auch seriales ist, und dass die Chorise selbst bei bedeutender Staminalzahl doch gewissen Regeln folgt.

Wenn oben von einem einheitlichen Bauplan des Andröceums bei den *Capparidaceae* die Rede war, dann muss diese Behauptung eine doppelte Einschränkung erfahren: denn 2 Unterfamilien, die *Emblingioideae* und *Roydsioideae*, sind in Bezug auf die Stellungsverhältnisse der Blütenteile noch nicht klargelegt worden. Die *Emblingioideae* mit nur einer monotypischen Gattung aus Australien, scheinen sich nach der von F. v. Müller gegebenen Beschreibung allerdings noch eng an den Grundtypus der *Capparidaceae* anzuschließen, die *Roydsioideae* dagegen (mit den artenarmen Gattungen *Stixis*[1]), *Roydsia* und *Forchhammeria*) weisen doch so auffallend abweichende Zahlenverhältnisse auf, dass ein Analogieschluss auf den Bau des Andröceums nicht gestattet ist. Schon die Blütenhülle ist bei *Stixis* und *Roydsia* in 2 dreigliedrige Kreise angeordnet, und von *Forchhammeria* werden sogar 6—8 Kelchzähne angegeben. Wie sich diese Verhältnisse erklären, muss leider dahingestellt bleiben[2]); und was nun gar das Andröceum der genannten Genera betrifft, so liegen die Verhältnisse, die Anordnung der einzelnen Staubblätter zu bestimmen, wegen der großen Anzahl derselben noch ungünstiger. Für *Stixis* und *Roysdia* werden 14—80, für *Forchhammeria* 12—24 angegeben. In den Beschreibungen, selbst in der neuesten von Pierre gegebenen Revision, wird in den einzelnen Diagnosen über die Orientirung der Staubblätter nichts mitgeteilt; nur von *Forchhammeria* sagt Radlkofer:

»Stamina . . reduplicatione seriali orta« (l. c. p. 71) und
»dass für die Staminodien eine bestimmte Beziehung zu den Kelchteilen nicht deutlich in die Augen springt« (p. 73).

Dass die *Roydsioideae* überhaupt weiter abstehen, als *Emblingia*, geht wohl auch schon daraus hervor, dass die Lage des Keimlings im Samen der letzteren Gattung mit einer sonst bei den *Capparidoideae* verbreiteten Keimlingslage übereinstimmt, indem der Embryo spirolob ist, während eine ungleiche Ausbildung der Keimblätter und eine Faltung in der Art, dass der größere Cotyledon den kleineren umfasst, eben nur den *Roydsioideae* eigen ist und sonst nirgends mehr in der Familie begegnet.

Mit Ausschluss dieser beiden isolirt dastehenden Verwandtschaftskreise wurden sonst aus der Familie der *Capparidaceae* Vertreter beider Unterfamilien (*Cleomoideae*, *Capparidoideae*) in ziemlich gleicher Zahl der Gattungen untersucht. Ausgeschlossen aus der Familie wurde die Gattung

1) Vergl. Pierre, Sur la genre *Stixis*, in Bull. mens. de la soc. Linn. de Paris. Nr. 82 (1887) p. 652.

2) Radlkofer (Sitzb. d. K. bayr. Akad. d. Wiss. math.-naturw. Kl. XIV p. 76) meint, dass die 6—8 Kelchabschnitte von *Forchhammeria* dadurch zu erklären sind, dass die je benachbarten Stipularzähne von 4 Kelchblättern seitlich verschmelzen und so, mit Unterdrückung einiger derselben, jene Zahlenverhältnisse liefern.

Tovaria, die ich mit EICHLER und BAILLON als Vertreter einer besonderen zwischen *Papaveraceae* und *Capparidaceae* stehenden Familie betrachte, und welcher Gattung sich vielleicht noch das neuerdings von PIERRE [1]) publicirte Genus *Tirania* anschließt, sofern letzteres überhaupt unter den *Rhoeadinae* seinen Platz findet.

Das Andröceum der *Capparidaceae* bietet mancherlei Modificationen dar, die der leichteren Übersicht wegen in folgende Typen verteilt werden mögen. Um die Darstellung dieser Verhältnisse kürzer fassen zu können, soll hier der für ENGLER-PRANTL's »Natürl. Pflanzenfamilien« bestimmte Holzschnitt eingeschaltet werden.

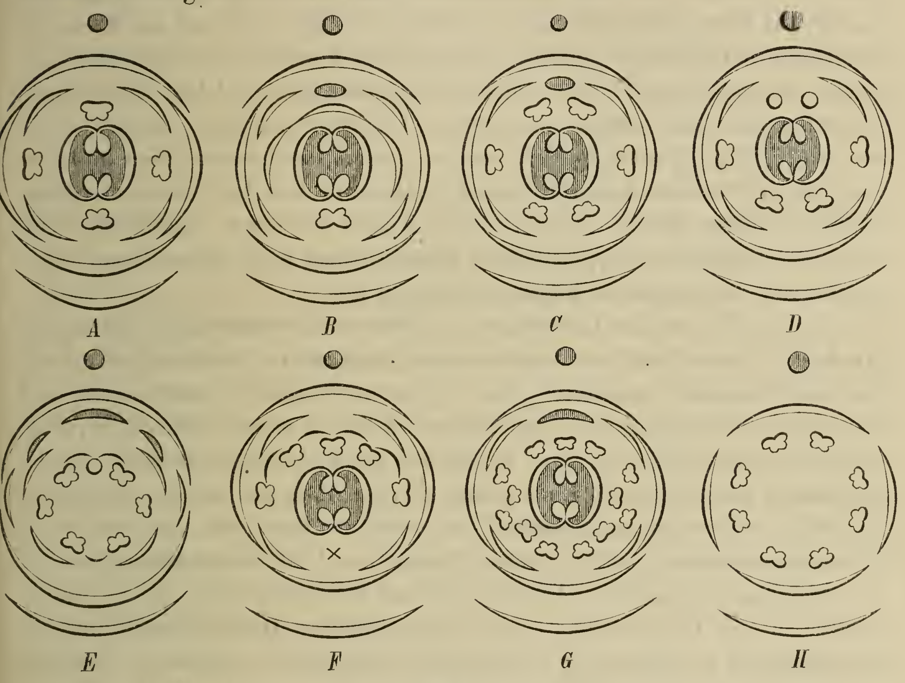


Fig. 2.
Diagramme von *Capparidaceen*-Blüten.

A. *Cleome tetrandra* Banks. B. *Dactylaena micrantha* Schrad. C. *Cleome spinosa* L. D. *Dianthera Hochstetteri*. E. *Atamisquea emarginata* Miers. F. *Roeperia cleomoides* F. v. Müll. G. *Polanisia graveolens* Raf. H. *Boscia octandra* Kotschy. — Nur Discusbildungen und Abstammungsaxe sind schraffirt; bei E und H die Stellung der Fruchtblätter nicht ermittelt. (C, E, H Original, das Übrige nach EICHLER.)

Typus I. Reiner *Rhoeadinae*-Typus. Es sind nur 4 Staubblätter vorhanden, 2 transversale äußere, 2 mediane, innere; er findet sich bei einzelnen altweltlichen *Cleome*-Arten, bei *Cl. tetrandra* Banks (Holzschnitt Fig. 2 *A*), sowie einzelnen Species aus der Sect. *Thylacophora* Franchet. Auch *Dactylaena* (Fig. *B* des Holzschnittes Nr. 2) gehört hierher, mit der

1) Sur le genre *Tirania*, in Bull. mens. de la soc. Linn. de Paris No. 83 (1887) p. 657.

Modification, dass nur das median vordere Staubblatt fertil ist, während die seitlichen und das hintere als lanzettliche Schuppen ausgegliedert werden.

Typus II könnte als *Cruciferen*-Typus bezeichnet werden; er ist nicht nur der größeren Mehrzahl der *Cleomoideae* eigen (Arten der Gattungen *Cleome* (Fig. *C*), *Physostemon*, *Dianthera* (Fig. *D*), *Gynandropsis, Cleomella, Wislizenia, Isomeris*), sondern tritt auch bei den Gattungen *Steriphoma* und *Cadaba* aus der Tribus der *Capparideae* auf.

Typus III besitzt, wie die beiden vorigen, noch einfache, transversale Staubblätter und nur die medianen sind dedoublirt, aber nicht wie bei Typus II in gleicher Weise, sondern die Chorise hat auf der Rückseite der Blüte mehr Glieder geliefert, als auf der Vorderseite. Dies zeigt zunächst *Roeperia* (Fig. *F*), bei welcher das median vordere Glied völlig unterdrückt wurde, das hintere hingegen in 3 Glieder gespalten wurde. *Atamisquea* (Fig. *E*) schließt sich dem an, indem das hintere Glied in 3, das vordere in 2 Glieder dédoublirt wird [1]). Das mittelste der 3 hinteren Staubblätter ist nicht selten, wenn auch nicht immer, staminodial entwickelt. Demselben Typus gehört nach Eichler auch *Physostemon intermedius* an. Im Gegensatz hierzu erscheinen bei

Typus IV auf der Vorderseite der Blüte mehr Staubblätter als auf der Rückseite; dabei sind die transversalen Staubblätter bald einfach, bald, wie bei *Polanisia*, dédoublirt (Fig. *G*); auch *Cristatella* möchte sich nach Eichler's Vermuthung hier anschließen. Ziemlich sicher umfasst Typus IV auch die Gattung *Cladostemon*, deren Bau auf p. 51 näher skizzirt wurde: ergänzend mag hier noch hinzugefügt werden, dass das vordere, fertile, am Gynophor angewachsene Bündel 5—9 Glieder enthält, das am Grunde des Gynophors stehende, sterile, hintere Bündel aus 4—6 Staubblättern besteht.

Typus V zeigt von *Boscia* (*H* im Holzschnitt Fig. 2) 8 Staubblätter in der Orientirung, dass durch einfaches Dédoublement der ursprünglichen 4 Anlagen je 2 episepale Staubblätter entstehen. Dadurch wird gewissermaßen der Übergang gebildet von Typus II, III, IV und V zu

Typus VI, der dadurch charakterisirt wird, dass nicht nur die transversalen Anlagen überhaupt gespalten werden, sondern in weit zahlreicheren Gliedern auftreten, als die aus den beiden medianen Anlagen durch Chorise hervorgegangenen Gruppen. Diesen Typus fand ich bei *Stübelia* vor (Taf. II, Fig. 11.).

Typus VII. Die bisher besprochenen Formen — Arten aus den Unterfamilien der *Cleomoideae* und *Capparidoideae* — stimmen sämtlich darin

---

1) So nach meinen Untersuchungen an argentinischem Material. Nach Miers' Angaben sollen die Staubblätter eine solche Orientirung besitzen, dass 6 fertile Staubblätter mit 3—6 Staminodien alterniren (vergl. Walpers, Ann. IV, p. 224). Die Angabe, dass 6 Petalen vorhanden sein sollen, ist schon von Bentham-Hooker (Genera I, p. 109) berichtigt worden.

überein, dass das Dédoublement in allen Fällen ein collaterales ist, die durch Chorise der ursprünglichen Anlagen hervorgegangenen Glieder also in 2 decussirten Kreisen angeordnet auftreten. Das ist natürlich nur dann möglich, wenn die Staminalzahl sich innerhalb bescheidener Grenzen hält. Wenn dagegen die Zahl der Staubblätter eine bedeutende wird, wie bei *Capparis* und einigen andern Genera dieser Verwandtschaft, sowie ferner auch bei den *Maerueae*, dann ist eine Anordnung in 2 übereinander stehenden Etagen nicht mehr möglich, und das Dédoublement kann nicht bloß ein collaterales sein, sondern muss auch serial stehende Glieder hervorbringen. Dies hat schon Radlkofer an *Roydsia* beobachtet[1]).

Genauere Angaben über den Bau solcher *Capparidaceen*-Andröceen, die natürlich durch bloße Beobachtung fertiger Zustände nicht mehr erkannt werden können, liegen bisher noch nicht vor. Abgesehen von der soeben citirten Beobachtung Radlkofer's an *Roydsia* (»Stamina reduplicatione seriali orta«) ist bisher nur *Capparis* näher studirt worden; zuerst und am genauesten von Payer[2]). Aus seinen Beobachtungen geht so viel mit Sicherheit hervor, dass das Andröceum durch centrifugales Dédoublement von 4 ursprünglichen Anlagen hervorgeht; im Übrigen findet er die Anordnung so, dass zwischen die 4 ursprünglich vorhandenen Primordien sich außen vier andere anreihen; alternirend mit den ersten 8 Staubblättern, aber weiter außen stehend, erscheinen 8 weitere Primordien; mit diesen ersten 16 Staubblättern alternirend, weiter außen stehend, 16 weitere Staubblätter u. s. w. Dabei erfolgt die Anlage und Entwicklung streng centrifugal. Mit diesen Payer'schen Angaben stimmen die Beobachtungen von Schenk[3]) nicht überein; sie sind überdies hinsichtlich der Staubblätter so unzulänglich, dass sie fast übergangen werden könnten. »So stehen die Staubblätter«, sagt Schenk, »als kuglig-eiförmige Körperchen in 4—5 Reihen übereinander an der Blütenaxe. Wenn ich nicht irre, so bilden 8 Staubblätter einen Wirtel.«

Es muss daher die Frage, in welcher Weise das Andröceum von *Capparis* sich aufbaut, auf sich beruhen, weil erst neuere, entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen eine definitive Lösung derselben zu bringen vermögen; doch soll hier gleichzeitig auf die Schwierigkeiten hingewiesen werden, mit welchen derartige Untersuchungen an *Capparis* verknüpft sind. Sollten sie aber auch die Payer'schen Resultate bestätigen, dann hätten wir immer noch keinen Einblick gewonnen in die Art der Verzweigung, durch welche aus 4 ursprünglichen Primordien ein so vielfach dédoublirtes Andröceum sich aufbaut. Daher suchte ich auf anderem Wege einen klaren Einblick in die Stellungsverhältnisse der Staubblätter bei

1) l. c. p. 71.

2) Traité d'organogénie p. 204; t. 41.

3) Über die Entwicklung der Blüte und besonders des Fruchtknotens von *Capparis sicula*. In Verhandl. d. phys.-med. Gesellsch. in Würzburg III (1858) p. 67.

polyandrischen *Capparidoideen*-Gattungen zu gewinnen, und für solche Untersuchungen fand ich auch ein in hohem Maße geeignetes Material unter den *Maerueae*, speziell in den Gattungen *Maerua* und *Niebuhria*. Bei ihnen lässt sich der Bau des Andröceums aus dem Verlauf der Gefäßbündel im oberen Teil des Androphors leicht ableiten.

Successive Schnitte durch das Androphor von *Maerua angolensis* Forsk. ergeben folgende Beobachtungen. Schon im untersten Teil, in welchem das Androphor noch in Verbindung mit der Kelchröhre sich befindet, sind die 4 Bündel, welche für die 4 Primordien des Andröceums bestimmt sind, als solche in dem Gefäßbündelring deutlich genug erkennbar (Taf. II Fig. 12); weiter oben trennen sie sich bald von dem centralen Gefäßbündelring ab (Fig. 13), der das Gynophor noch durchzieht, um die Fruchtknoten mit Bündeln zu versehen. Ein etwas höher geführter Schnitt (Fig. 14) zeigt dann deutlich, dass die 4 Bündel zwei decussirten Paaren angehören; während aber anfangs die paarweise Zusammengehörigkeit der 4 Bündel klar vorliegt, ordnen sich dieselben später nahezu in einen Kreis an (Fig. 17); doch kann selbst dann noch aus dem Umstande, dass sich 2 gegenüberliegende Bündel in weit vollkommener isolirte Teilbündel aufgelöst haben, geschlossen werden, dass dies die dem äußern Paare angehörigen Gefäßbündel betrifft. Dieser Schluss wird übrigens durch die Auffindung geeigneter Mittelstadien, die etwa die Orientirung von Fig. 15 u. 16 aufweisen, bestätigt.

Was die Teilung der Bündel selbst angeht, so geschieht dieselbe in beiden Paaren nach ein und demselben Gesetz; ein Unterschied besteht nur darin, dass die 2 äußeren Gefäßbündel sich in viel höherem Grade verzweigen, als dies mit den mit ihnen kreuzweise alternirenden inneren der Fall ist. Daraus folgt natürlich, dass bei *Maerua* die zahlreichen Staubblätter aus vier, zwei dimeren Kreisen angehörigen Primordien hervorgehen, die sich nach gleichem Gesetz verzweigen, mit dem Unterschiede, dass der innere Kreis sich weit weniger spaltet, als der äußere.

Betrachten wir zunächst den äußeren Kreis der Gefäßbündel, also die in den Fig. 14—17 transversal gezeichneten Bündel, so ergiebt sich beim Studium der genannten Figuren Folgendes. Jedes der beiden Gefäßbündel teilt sich zunächst in 3 Bündel und zwar collateral, und jedes dieser 3 Teilbündel wiederum in 3 Bündel, diesmal aber serial. Dadurch ergeben sich 3 neben einander stehende, nach innen etwas convergirende Reihen von je 3 Gefäßbündeln. Die mittelste dieser Reihen bleibt einfach, d. h. teilt sich nicht weiter; die beiden seitlichen erfahren noch eine Teilung, und zwar so, dass das hinterste (äußerste) Glied jeder der beiden Reihen in der Richtung nach der Mittelreihe zu noch einmal gespalten wird. In diesem Falle ist die Teilung also wieder collateral. Das zuletzt entstandene, sich also zwischen Mittel- und Seitenreihe einschiebende Bündel kann

ebenfalls noch einmal sich spalten, doch ist dies nicht mehr constant; tritt aber eine Teilung ein, dann erfolgt sie wiederum serial. Demnach wechseln bei der Verzweiung der Gefäßbündel collaterale und seriale Teilungen regelmäßig mit einander ab.

Ganz in derselben Weise verzweigen sich auch die innern beiden Gefäßbündel, also die in den Fig. 14—17 median gezeichneten Bündel. Auch hier teilt sich jedes derselben collateral in 3 Teilbündel, die wiederum ihrerseits durch seriale Teilung 3 je 3 Bündel enthaltende Reihen liefern. Schon hier aber werden bisweilen durch eine weniger weitgehende Verzweigung weniger Bündel gebildet; so z. B. zeigt der in Fig. 17 dargestellte Fall, dass in dem oberen der beiden medianen Bündel eine jener 3 Reihen nur 2 Bündel enthält. Weitere Teilungen unterbleiben dann meist; wenn sie vorkommen, erfolgen sie nach demselben Typus, nach welchem die entsprechende Verzweigung in den äußern (transversalen) Bündeln vor sich geht.

Hieraus folgt für die Staubblätter, dass der innere Kreis weniger Glieder aufweist als der äußere, und das dürfte auf die herrschenden Raumverhältnisse zurückzuführen sein. Schon die Figur 17 zeigt deutlich, dass die durch Verzweigung der beiden äußern Primordien hervorgegangenen Glieder bei weitem mehr Raum beanspruchen, als ihnen, bei gleichmäßigem Wachstum und gleichmäßiger Verzweigung eigentlich zukommen sollte. Da nun die Verzweigung der äußern Primordien — nach der Gablung der Gefäßbündel zu urteilen — etwas früher vor sich geht, als die der innern, so wird daraus wohl wahrscheinlich, dass die letzten Teilungen überhaupt, also die letzten Verzweigungen der innern Staubblattprimordien wegen Mangels an Raum unterbleiben werden.

Gleichzeitig wird aber auch klar, dass die Verzweigung der Staubblattprimordien nach dem Princip der möglichsten Raumausnützung erfolgt. Jene dreigliedrigen Reihen convergiren, wie ersichtlich, nach dem Centrum der Blüte zu, lassen daher an ihrer Außenseite Raum genug, um noch je eins oder höchstens zwei Glieder zwischen sich aufzunehmen, und im letzteren Falle schieben sich in der That diese gleichsam von außen her keilförmig nach innen zu ein.

Aus dem Gefäßbündelverlauf im oberen Teil des Androphors können wir zwar mit aller Schärfe die definitive Disposition der zahlreichen Glieder des Andröceums erkennen, aber zum Studium einer abgeschlossenen Entwicklungsgeschichte reicht er nicht aus. Vornehmlich fehlt uns dazu die Kenntnis, in welcher Weise die bei jedem Primordium zweimal (collateral und serial) auftretende Dreiteilung zu Stande kommt. Sind hier die aus jeder Teilung resultirenden 3 Glieder unter einander gleichwertig, oder geht eines aus dem andern hervor? Wir sehen nur das schließliche Ergebnis, aber nicht den Vorgang der Chorise selbst. In diesem Sinne ist daher auch von der in Figur 18 abgebildeten, schematischen Darstellung eines aus

einem Primordium hervorgegangenen Staubblattkomplexes anzunehmen, dass sie nur die Disposition, nicht aber die Entwicklung eines Komplexes zur Anschauung bringt.

Diese Lücke auszufüllen muss eine entwicklungsgeschichtliche Untersuchung an der Blüte von *Maerua* anstreben. Für sich allein dürfte die Entwicklungsgeschichte Klarheit über die Disposition und Entwicklung der einzelnen Staubblätter von *Maerua* niemals zu bringen im Stande sein; jetzt aber, nachdem die Orientirung und im allgemeinen auch die Entwicklungsgeschichte des Andröceums durch das Studium des Gefäßbündelverlaufes erschlossen wurde, muss es an gutem Material leicht gelingen, die oben angeregten Fragen definitiv zu entscheiden. Soviel wird man aber mit ziemlicher Sicherheit schon jetzt annehmen können, dass im allgemeinen die Entwicklung centrifugal verläuft, wie es Payer für *Capparis* auch wirklich nachgewiesen hat.

Die Untersuchung des Stellungsverhältnisses der Glieder im Andröceum wurde bei *Maerua* an einer Anzahl Blüten studirt, und im Wesentlichsten immer übereinstimmend gefunden. Die Abweichungen erstreckten sich nur auf den gelegentlichen Ausfall eines Gliedes und auf Variationen in den letzten Auszweigungen der beiden innern Staubblattkomplexe.

Eine befriedigende Übereinstimmung mit *Maerua* ergab auch die Untersuchung des Andröceums von *Niebuhria*, insofern auch hier der äußere Staubblattkreis in bedeutend zahlreichere Glieder gespalten war, als der innere. Da bei dieser Gattung eine ununterbrochene Reihe von Übergangsformen jedoch nicht gefunden werden konnte, mag es hier genügen, das schließliche Resultat in folgenden Formeln mitzuteilen. Die Glieder (a) des aus einem der äußeren Primordien hervorgegangenen Staubblattkomplexes besaßen folgende Disposition, wobei die genetische Zusammengehörigkeit durch Klammern ausgedrückt werden mag:

$$\overset{*}{\left[\left(a\begin{bmatrix}a\\a\end{bmatrix}a\right)\;\begin{pmatrix}a\\a\end{pmatrix}\;\left(a\begin{bmatrix}a\\a\end{bmatrix}a\right)\right]}$$

Dagegen würde demgemäß ein innerer Staubblattkomplex von *N. triphylla* Wendl. folgender Formel entsprechen:

$$\overset{*}{\left[a\qquad a\right]}$$

Im Vergleich zu den übrigen, oben charakterisirten Andröceen der *Capparidaceae*, schließen sich *Maerua* und *Niebuhria*, abgesehen davon, dass das Dédoublement nicht bloß collateral stehende Glieder ergiebt, sondern auch serial stehende Staubblätter, noch am meisten an Typus VII an; mit diesem haben die eben genannten Gattungen gemein, dass die Ver-

zweigungen der beiden äußern Primordien eine reichere ist, als die der beiden innern.

Überblicken wir kurz die in den 8 aufgestellten Typen sich äußernden Modificationen des Andröceums der *Capparidaceae*, so ist doch so viel unmittelbar klar, dass in allen 7 Fällen ein viergliedriger Grundplan vorliegt. Bei Typus I, der für das Verständnis der *Capparidaceen*-Blüte überhaupt sehr wichtig ist, liegt er unverändert vor, bei einzelnen Formen von Typus II—VI ist das Dédoublement entwicklungsgeschichtlich von Payer und Eichler so überzeugend nachgewiesen worden, dass darüber Zweifel kaum aufkommen können. Die übereinstimmenden Resultate Payer's und Eichler's lassen sich dann auch für Typus II—VI getrost verallgemeinern, ohne einen Vorwurf befürchten zu brauchen. Auch für Typus VII—die polyandrischen Gattungen — war durch Payer an *Capparis* nachgewiesen worden, dass dieses reichgliedrige Andröceum nur durch Verzweigung aus 4 ursprünglichen Primordien hervorgeht. Denselben Nachweis haben wir oben für *Maerua* und *Niebuhria* erbracht und zwar mit einer Schärfe, wie ihn die Entwicklungsgeschichte an solchen reichgliedrigen Andröceen kaum zu bringen vermögen wird.

Die bei den einzelnen Typen genannten Gattungen gehören nicht immer zu einem und demselben Verwandtschaftskreise; so umfasst Typus II neben mehreren Gattungen der *Cleomoideae* auch die *Capparideen*-Genera *Steriphoma* und *Cadaba*. Anderseits gehören z. B. die Arten von *Cleome* und *Physostemon* nicht einem einzigen Bauplan an. Neben solchen schwankenden Zahlenverhältnissen, die auch darin ihren Ausdruck finden, dass nicht allzu selten gelegentliche (teratologische) Abweichungen von dem Typus der Art beobachtet werden können, bieten indes diese Verhältnisse eine Stütze für den einheitlichen Bauplan des Andröceums in der ganzen Familie und für die Zusammengehörigkeit der innerhalb der Familie unterschiedenen Gruppen.

Für Typus I—VI lehrt die bloße Beobachtung schon, dass die Staubblätter in 2 Etagen stehen, demnach also die 4 Primordien, durch deren Verzweigung das Andröceum hervorgeht, 2 dimeren Kreisen angehören. Dieser Schluss ist für die in den ersten 6 Typen genannten Genera bindend; selbst bei *Stübelia* mit ihren 16 Staubblättern kann man ebenfalls nur 2 Kreise erkennen. Dies war nun nicht mehr der Fall für Typus VII, d. h. die polyandrischen *Capparideen*-Gattungen. Für *Capparis* selbst hatte zwar Payer die Entstehung des Andröceums aus 4 primordialen Anlagen entwicklungsgeschichtlich gezeigt, allein es fehlte der Nachweis, dass diese Primordien 2 decussirten Paaren entsprechen, wiewohl aus Analogie der Schluss nahe lag, und Eichler ihn zu ziehen wohl berechtigt war. Diesen Nachweis zu führen ist, wie unter Typus VII näher auseinander gesetzt wurde, bei *Maerua* und *Niebuhria* zweifelsohne gelungen.

Hiernach ergeben sich also folgende Sätze bezüglich des *Capparidaceen*-Andröceums:

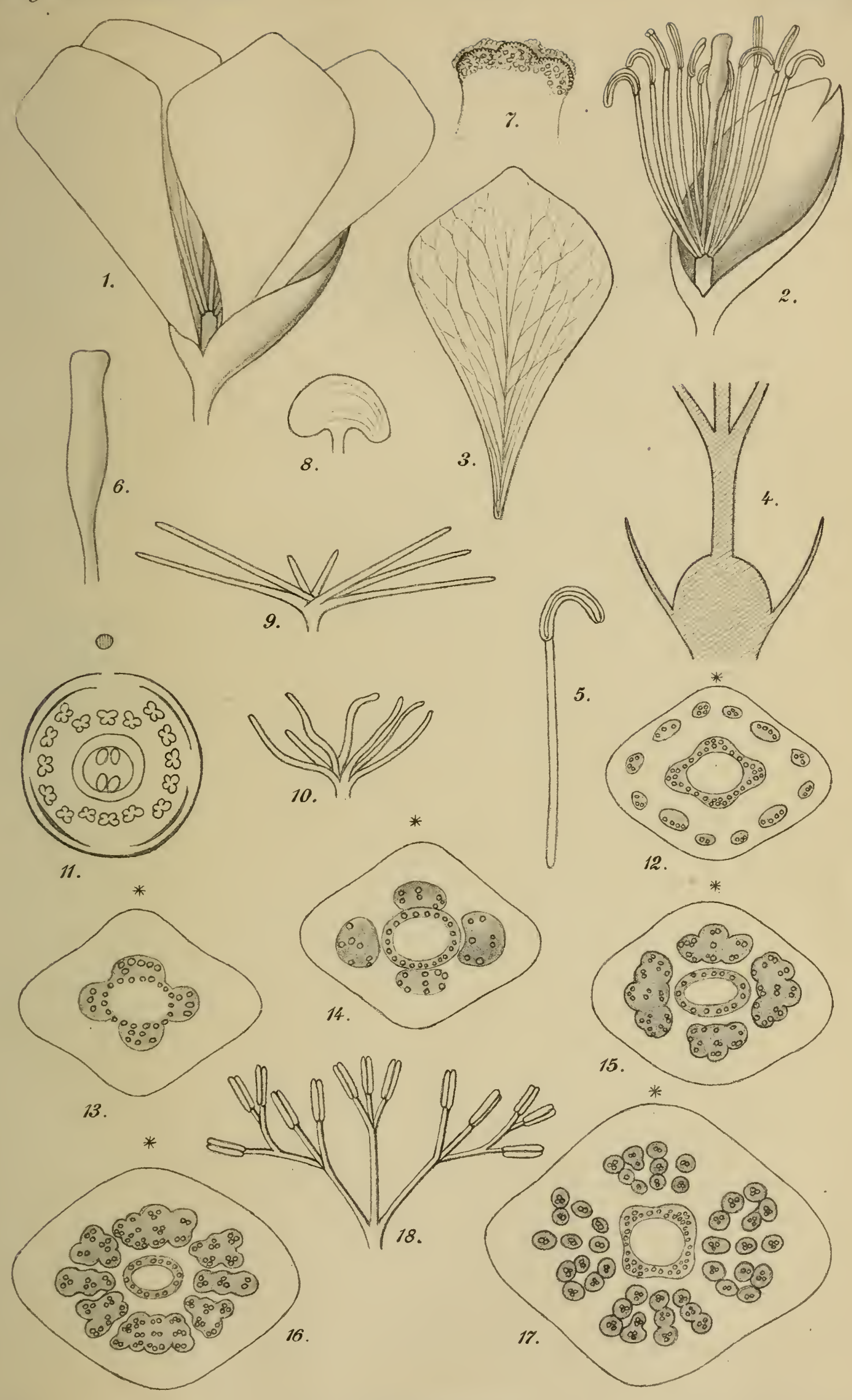
1) Der Bauplan des Andröceums ist innerhalb der Familie ein einheitlicher.
2) Der Grundplan beruht auf dem Vorhandensein von zwei dimeren Kreisen, die sehr selten ohne Spaltung bleiben (Typus I), sehr häufig dagegen in hohem Grade sich spalten.
3) Das Dédoublement ist ein collaterales (Typus I—VI), oder es ist sowohl collateral als serial (Typus VII).
4) In den beiden dimeren Kreisen ist der Grad der Spaltung meist verschieden, selten werden die vier ursprünglichen Glieder alle in gleicher Weise dédoublirt (Typus V), im letzteren Falle besitzt das Andröceum also viele Symmetrieebenen.
5) Der äußere Kreis erleidet in vielen Fällen entweder keine (Typus II, III) oder nur in geringem Grade (Typus IV) Spaltung, der innere ist in verschieden großer Zahl von Gliedern collateral dédoublirt; dabei besitzt das Andröceum
   a. zwei Symmetrieebenen (Typus II) oder
   b. nur eine; im letzteren Falle liegt der geförderte Staublattkomplex
      α. hinten (Typus III) oder
      β. vorn (Typus IV).
6) Der äußere Kreis ist in andern Fällen viel hochgradiger dédoublirt, als der innere; dabei tritt die Spaltun ein
   a. nur collateral (Typus VI) oder
   b. collateral und serial (Typus VII).
7) Für die diagnostische Charakterisirung aller systematischen Einheiten ist der Bau des Andröceums bei den *Capparidaceae* von wenig Bedeutung.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel. II.

Fig. 1—11 *Stübelia nitida* Pax.

Fig. 1. Einzelne Blüte. Nat. Gr.
Fig. 2. Dieselbe ohne die Blumenblätter. Nat. Gr.
Fig. 3. Einzelnes Blumenblatt. Nat. Gr.
Fig. 4. Halbschematischer Längsschnitt durch die Blüte.
Fig. 5. Staubblatt. Nat. Gr.



F. Pax del. Verlag v. Wilh. Engelmann, Leipzig. Lith. Anst. v. J. G. Bach, Leipzig.

Fig. 6. Frucht, etwa 2—3 mal vergrößert.
Fig. 7. Narbe.
Fig. 8. Einzelne Samenanlage (Ovulum).
Fig. 9, 10. Sternhaare; ersteres vom jungen Blatt, letzteres vom Blütenstand.
Fig. 11. Diagramm der Blüte.

Fig. 12—17. *Maerua angolensis* Forsk.

Fig. 12—17. Successive Schnitte durch den oberen Teil des Androphors; halb schematisch.
Fig. 18. Staubblattcomplex, durch Dédoublement aus einem der äußern Primordien hervorgegangen. — Schematisch dargestellt, von innen gesehen.